

Beiträge zum Sozialverhalten des Wisents (*Bison bison bonasus* L.)

Von N. KRISCHKE

Lehrstuhl Didaktik der Biologie, Universität Bayreuth

Eingang des Ms. 3. 5. 1983

Abstract

*Some aspects of the social behaviour of the European Bison (*Bison bison bonasus* L.)*

Studied the social behaviour of a fenced wisent group in the Bayerischer Wald National Park. The herd contained 4 bulls (12, 5, 2 and 1 years), 2 cows (7 and 5 years) and 2 calves. Social behaviour was recorded quantitatively in March/April and August/September. The social behaviour patterns recorded most are described, quantitatively presented and discussed.

The wisent group had a social rank order which was stable. The oldest bull was the dominant animal and the calves were at the end of the social rank scale. Fighting and related behaviour patterns more often appeared in March/April than in August/September. In late summer there was an increase of sexual behaviour patterns between a cow in heat and the bulls of higher social rank. Bulls did not fight during this time. Licking another wisent involves social contacting, grooming and probably allaying too.

Results in many ways confirm data about free living European bisons in Poland. Furthermore some details about usual social behaviour patterns are presented. Also there are many similarities to the social behaviour of the American bison though there are some differences too. Therefore from ethological viewpoint it seems to be justified to consider American and European bison to be subspecies of one species *Bison bison*.

Einleitung

Nach der vergleichend anatomischen Untersuchung von BOHLKEN (1967) handelt es sich bei dem europäischen Wisent und dem amerikanischen Bison um eine einzige Art mit vier Unterarten. Er unterscheidet Präriebison (*Bison bison bison*), Flachlandwisent (*Bison bison bonasus*), Waldbison (*Bison bison athabascae*) und Kaukasuswisent (*Bison bison caucasicus*), wobei letzterer ausgestorben ist. Der europäische Flachlandwisent und der amerikanische Präriebison werden im folgenden Wisent bzw. Bison genannt.

KRASINSKI (1978) weist darauf hin, daß BOHLKEN's Schlußfolgerung, Wisent und Bison in eine Art *Bison bison* zu stellen, durch die sehr ähnliche Entwicklung und Struktur vergleichbarer Populationen von Wisent und Bison gestützt wird. Analoge ethologische Vergleiche liegen nicht vor. Hinweise auf das Sozialverhalten des Wisents finden sich in den Arbeiten von WESTBERG (1932), MOHR (1952), JACZEWSKI (1958), SCIBOR (1960, 1961), KRASINSKI und RACZYNSKI (1967) und KRASINSKI (1967, 1978). Dabei stehen anatomische, fortpflanzungsbiologische und populationsökologische Aspekte im Vordergrund. Das Sozialverhalten des Bisons wurde umfassender bearbeitet (McHUGH 1958, 1972; FULLER 1960; SHULT 1972; MEAGHER 1973; LOTT 1974, 1979, 1981).

Beschreibungen von Aussehen und Funktion häufiger sozialer Verhaltensweisen des Wisents und Vergleiche mit entsprechenden Angaben zum Sozialverhalten des Bisons fehlen weitgehend. Hier möchte diese Untersuchung einen Beitrag leisten.

Material und Methode

Das naturnahe Wisentgroßgehege am Rande des Nationalparks Bayerischer Wald bietet einen Kompromiß zwischen der Beobachtung von Wisenten in freier Wildbahn und Verhaltensregistrierungen in den meist kleinen Gehegen zoologischer Gärten. Es ist ca. 10⁵ m² groß, in leichter Hanglage südlich exponiert und vielfach gegliedert. Erhöht angebrachte Beobachtungsstände erlauben längerfristige, weitgehend kontinuierliche Verhaltensbeobachtungen, ohne die Tiere sichtlich zu beeinflussen. Die Wisente konnten sich im Gehege frei bewegen und natürliches Futter aufnehmen. Zusätzlich wurden sie in einem überdachten Unterstand täglich gefüttert (Kraftfutter, Silage, Heu).

Tabelle

Daten der Wisentgruppe des Nationalparks Bayerischer Wald
nach ZABINSKI 1976 und eigenen Aufzeichnungen (Stand: Ende 1974)

Zuchtbuch-Nr.	Name	Eltern	geboren
1543	♂ Kolonius	♂ 637 Stonnas ♀ 697 Puszczyslawa	24. 4. 62 Kopenhagen
2138	♀ Avosta	♂ 1429 Stofil ♀ 1062 Avona	10. 4. 67 Avesta (Schweden)
2359	♂ Rubin	♂ 1256 Durchlaucht ♀ 1873 Purada	22. 7. 69 Alfeld (Hannover)
2358	♀ Ruta	♂ 1256 Durchlaucht ♀ 1775 Tixi	21. 6. 69 Alfeld (Hannover)
2799	♂ Abel	♂ 1543 Kolonius ♀ 2138 Avosta	17. 2. 72 Bayerischer Wald
2983	♂ Abraham	♂ 2359 Rubin ♀ 2358 Ruta	8. 6. 73 Bayerischer Wald
3216	♀ Abatha	♂ 1543 Kolonius ♀ 2138 Avosta	20. 5. 74 Bayerischer Wald
3217	♀ Abella	♂ 2359 Rubin ♀ 2358 Ruta	15. 9. 74 Bayerischer Wald

Ende 1974 lebten 8 Wisente im Gehege des Nationalparks Bayerischer Wald (s. Tab.). Im folgenden werden die Wisente übersichtshalber dem Alter nach (Zahlen!) mit Buchstaben und Geschlecht benannt:

Kolonius	A♂12	Abel	E♂2
Avosta	B♀7	Abraham	F♂1
Rubin	C♂5	Abatha	G♀
Ruta	D♀5	Abella	H♀

Die Tiere A♂12, B♀7, C♂5 und D♀5 lebten seit September 1970 in diesem Gehege zusammen.

Die Beobachtungen, die soweit möglich in gleicher Weise über den Tag verteilt wurden, erfolgten von Mitte Februar bis Mitte Oktober 1974, mit Unterbrechungen im Mai, Juni und Juli. So lassen sich die Verhältnisse im Frühjahr (März/April) mit denen im Spätsommer (August/September) zusammenfassend vergleichen. Dabei bleibt neben klimatischen Veränderungen (z. B. Schneehöhe Ende März noch ca. 30 cm, Temperatur) zu beachten, daß sich die Zusammensetzung der Wisentgruppe durch die Geburt der Kälber G♀ und H♀ zweimal änderte. Wichtig in diesem Zusammenhang ist auch die Brunst von B♀7 Mitte September, die durch die Geburt eines Kalbes im Juni 1975 bestätigt wurde.

Jede nach Vorbeobachtungen festgelegte Verhaltensweise wurde auf Tonband gesprochen. Dauerte diese Verhaltensweise länger als 15 Sekunden, dann wurde sie für jedes weitere 15-Sekunden-Intervall erneut protokolliert. Zeigte sich die gleiche Verhaltensweise innerhalb von 15 Sekunden mehrere Male, dann wurde nur einmal aufgezeichnet. Auf diese Weise läßt sich das Verhalten mehrerer Tiere gleichzeitig erfassen und vergleichen. Die Häufigkeit der verschiedenen Verhaltensweisen wird in Frequenzen (Fq.) angegeben, wobei unter Frequenz die durchschnittliche Häufigkeit der Beobachtungen pro Stunde Beobachtungszeit verstanden wird.

Die Gesamtbeobachtungszeit am Gehege betrug ca. 740 Stunden. Pro Tier wurden durchschnitt-

lich 300 Stunden quantitativ protokolliert, davon 160 im März/April und 114 im August/September. Dies geschah nur, wenn sich die Tiere außerhalb des Bereiches der Fütterungsstelle aufhielten und mindestens 4 Wisente beobachtet werden konnten. Als Hilfsmittel standen neben Diktiergerät, vorgefertigten Protokollbögen und Stoppuhr ein Fernglas sowie eine Foto- und Film(S-8)-Ausrüstung zur Verfügung.

Ergebnisse

Ausdrucksverhalten

Beim Wisent wie beim Bison sind bestimmte Komfortverhaltensweisen ambivalent und können auch als Droh- und Imponiergesten ausgeführt werden. Hierher gehören das Scharren mit den Vorderläufen, das meist anschließende Sich-Wälzen (evtl. mit Urinieren verbunden), das Reiben von Kopf, Hals und Nacken an Gegenständen und das Bearbeiten von Gegenständen mit den Hörnern (JACZEWSKI 1958; McHUGH 1958; KRASINSKI und RACZYNSKI 1967; ZABLOCKI 1968; SHULT 1972; LOTT 1974, 1979, 1981). Scharren, Sich-Wälzen und Fell-Reiben traten nur in den ersten Tagen nach der Geburt der Kälber H♀ und G♀ eindeutig als Droh- und Imponierverhaltensweisen auf, z. B. als der Autor sich der Mutterkuh am Zaun näherte. Die Erregung der Tiere zeigte sich dabei in der deutlich aufgestellten Schwanzwurzel. Das Zerhornen von z. B. jungen Bäumen oder liegenden Ästen hingegen war häufig zu sehen. Die mögliche Droh- und Imponierfunktion zeigte sich im Zusammenhang mit der Brunst von B♀7. Während der ranghöchste Stier A♂12 eine starke Zunahme dieser Verhaltensweisen aufwies, wurde bei den anderen Stieren eine deutliche Abnahme in dieser Zeit registriert.

Dominanzbeziehungen

Die beobachtete Wisentgruppe lebte in einer stabilen sozialen Rangordnung. Hinweise auf die soziale Rangordnung ergaben unter anderem Drohverhaltensweisen von Ranghöheren (z. B. gegen ein Tier im Stehen oder Gehen den Kopf senken oder mit gesenktem Kopf seitlich mit den Hörnern schlagen), die ein Ausweichen von Rangtieferen zur Folge hatten. Da viele Drohverhaltensweisen oft nur angedeutet wurden und dann schwierig zu erkennen waren, wurde als Kriterium der sozialen Rangordnung das deutliche Ausweichen vor einem Sozialpartner erfaßt. Hierzu gehörten alle Ausweichreaktionen, die zu einer Distanzvergrößerung zwischen den Tieren führten und die mit höherer Intensität gezeigt wurden als normales Weggehen oder Abwenden. Dabei sprang das betreffende Tier meist nur wenige Schritte weg und kehrte dem ranghöheren den Analpol zu. Mit WALTHER (1968) kann dieses Abwenden der hornbewehrten Frontalseite als aggressionshemmende Körperstellung aufgefaßt werden. Ausweichreaktionen auf sexuell getönte Verhaltensweisen (z. B. Aufsprungversuche) wurden in diesem Zusammenhang nicht berücksichtigt, da diese dem Funktionskreis Paarungsverhalten zuzuordnen sind (vgl. JACZEWSKI 1958).

Abb. 1 zeigt die auf diese Weise erhaltene soziale Rangordnung der Wisentgruppe. Die Tiere innerhalb der umgrenzten Rangordnungsbereiche stehen jeweils eindeutig über den Tieren der darunterliegenden Rangordnungsbereiche. Doppelpfeile geben ungeklärte Rangfolgen an. An der Spitze der sozialen Rangordnungen stand A♂12, der älteste und schwerste Wisent, der auch die längsten und ausladendsten Hörner besaß. Die weitere Rangfolge wäre linear C♂5, B♀7, E♂2 und D♀5, wenn C♂5 im sozialen Rang über D♀5 stände. Obwohl C♂5 nach Gewicht und Art der Behornung das zweitstärkste Tier hinter A♂12 war, ließ sich die Rangfolge zwischen C♂5 und D♀5 nicht festlegen, da keine deutlichen Ausweichreaktionen zwischen diesen

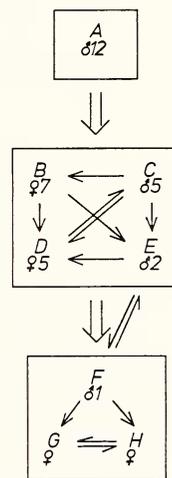


Abb. 1. Die soziale Rangordnung der Wisentgruppe. (Erklärung im Text)

Tieren beobachtet werden konnten. Möglicherweise bestand hier ein besonderes Verhältnis, denn beide Tiere waren bis auf einen Monat gleich alt (s. Tab.), zusammen aufgewachsen und schienen sehr vertraut miteinander. Eine weitere ungeklärte Rangfolge ergab sich zwischen E♂2 und F♂1. Auseinandersetzungen dieser Tiere machten in der Mehrzahl einen spielerischen Eindruck. Einige Interaktionen, sowie die körperliche Überlegenheit von E♂2, lassen jedoch den Schluß zu, daß E♂2 im Rang über F♂1 stand. Auch die jüngsten Kälber G♀ und H♀ ließen in den wenigen Tagen nach der Geburt von H♀ keine Rangfolge erkennen.

Nach Beobachtungen in polnischen Reservaten sichert sich jeweils das stärkste Tier bei der Fütterung den ersten gefüllten Futtertrog, das zweitstärkste den zweiten usw. (JACZEWSKI 1958). Auch im Gehege des Nationalparks warteten die Wisente häufig auf Einlaß zur morgendlichen Fütterung und betraten dann die Futterstelle in einer weitgehend festen Reihenfolge. Ausgenommen waren G♀ und H♀, die meist neben ihrer Mutter blieben, aber auch zwischen den anderen Tieren laufen konnten. Aus 32 Fällen wurde folgende typische Reihenfolge ermittelt:

A♂12 B♀7 E♂2 D♀5 C♂5 F♂1

Mit Ausnahme von C♂5 spiegelt diese Reihenfolge die soziale Rangordnung der Wisentgruppe wider.

Häufige soziale Verhaltensweisen

Für quantitative Verhaltensregistrierungen wurden ca. 30 partnergerichtete Verhaltensweisen unterschieden, die jedoch in der Häufigkeit ihres Auftretens variierten. Im folgenden werden vor allem diejenigen sozialen Verhaltensweisen näher betrachtet, die in den Zeiträumen März/April und August/September häufiger als dreihundertmal ($n > 300$) protokolliert wurden.

Hornen

Hornen, der Hornkampf zweier Wisente, war die am häufigsten protokollierte soziale Verhaltensweise ($n = 3732$). Hornen konnte nach langsamer Annäherung ohne auffallendes Drohverhalten beginnen, aber auch auf Drohgesten folgen. So ließ sich z. B. ein kurzes Hochwerfen des Kopfes als Droh- bzw. Aufforderungsbewegung zum Hornen deuten – eine Geste, die von LOTT (1974) in gleicher Weise als „head-on threat“ beim Bison beschrieben wird. Beim Hornen verhakten die Tiere frontal die gesenkten Hörner und versuchten sich mit den Köpfen nach hinten, gelegentlich auch seitlich oder nach oben zu drücken. Häufig waren die Köpfe so tief gesenkt, daß die Wisente mit Nacken und Widerrist gegeneinander drückten. Zu Beginn und im Verlauf des Hornkampfes konnte es vorkommen, daß die Köpfe nicht verhakt waren und der Stoß eines Wisents Hals-, Brust- oder Schulterpartie des anderen traf. Einer oder beide versuchten dann sofort den Kopf-Kopf-Kontakt wiederherzustellen.

Die Intensität des Hornens konnte im Verlauf einer Auseinandersetzung schwanken – vom sekundenlangen Stillstand mit aneinandergedrückten Köpfen bis zu heftigen Kämpfen, in denen ein Tier das andere vor sich herschob.

Die meisten Hornkämpfe machten jedoch einen weniger heftigen bzw. spielerischen Eindruck. Ernsthaft erscheinende Stöße gegen die ungeschützte Flanken- und Bauchregion wurden nicht beobachtet. Die Frage, welches Tier den Hornkampf begonnen hatte, ließ sich meist nicht eindeutig beantworten. Das Tier, das sich näherte, mußte nicht auch der Initiator sein, da es auf angedeutete Droh- bzw. Aufforderungsbewegungen reagiert haben konnte. Die Initiative konnte vom ranghöheren wie vom rangtieferen Tier ausgehen. Auch das Tier, das sich nach einem Hornkampf zuerst abwandte oder wegging, war nicht unbedingt das rangtiefere. Die meisten Hornkämpfe ließen keinen eindeutigen Sieger erkennen, sondern endeten mit gleichzeitigem Kopf-Abwenden und/oder Auseinandergehen bzw. Grasens eines oder beider Tiere.

Die Dauer des Hornens lag zwischen einem kurzen Kopf-Kopf-Stoß und mehreren Minuten. Während im März/April Hornkämpfe von über einer Minute Dauer die Regel waren, beobachtete ich im August/September kaum noch längere Hornkämpfe. Der längste beobachtete Hornkampf dauerte knapp acht Minuten und fand im April zwischen E♂2 und F♂1 statt.

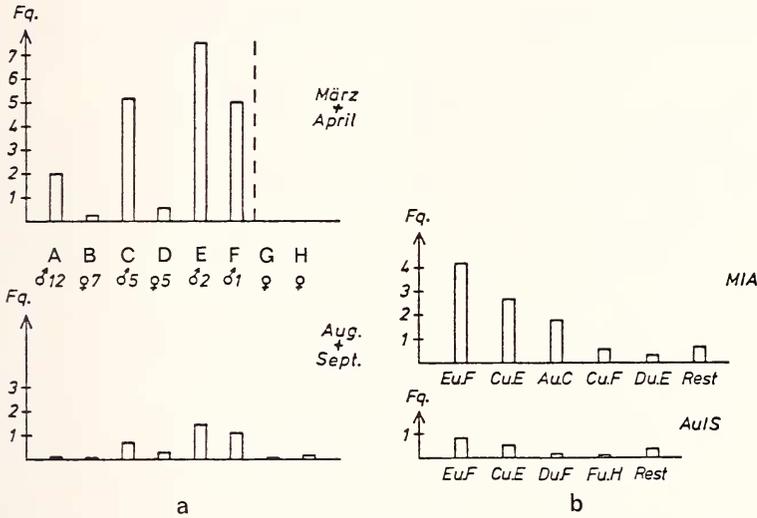


Abb. 2. Hornen (n = 3732). a: Frequenz der Einzeltiere im Vergleich von März/April mit August/September; b: Höchste Frequenzen zwischen den Einzeltieren im Vergleich von März/April mit August/September

Hornen war im März/April die häufigste Verhaltensweise (Abb. 2). Im August/September lagen die Frequenzen sehr viel tiefer. Die höchsten Frequenzen erreichten die jüngeren Stiere, während die Kühe nur selten horneten. A♂12 hornete weniger oft und dann fast nur mit C♂5.

Gleichzeitiges Kopf-Abwenden

Das gleichzeitige Kopf-Abwenden, eine Droh- und Imponiergeste, war die häufigste Begleitverhaltensweise hornender Wisente und trat regelmäßig nach Hornkämpfen oder in Kampfpausen auf, selten vorher. Die Tiere standen sich dabei fast frontal gegenüber und hielten den etwas gehobenen Kopf abgewinkelt vom Gegner. Die Köpfe wiesen entweder in eine Richtung (Abb. 3) oder voneinander weg. Beide Formen konnten wechselseitig ineinander übergehen, indem ein Tier (oder beide Tiere) seinen Kopf in die andere Richtung drehte. Ein Wisent (gelegentlich auch beide) wandte sich schließlich weiter ab,

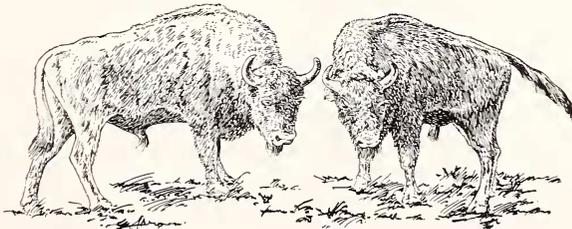


Abb. 3. Gleichzeitiges Kopf-Abwenden in eine Richtung (A♂12 links und C♂5). (Zeichnung von W. SÖLLNER, Bayreuth, nach einem Foto des Autors)

begann zu grasen und/oder ging langsam weg. Wurde der Hornkampf wieder aufgenommen, begannen die Kontrahenten in der Regel gleichzeitig zu hornen. Offenbar hatten sie sich stets im Auge.

In der Stellung des gleichzeitigen Kopf-Abwendens verharrten die Tiere im Normalfall zwischen wenigen Sekunden und einer halben Minute, selten länger.

Die quantitativen Ergebnisse decken sich in der Verteilung mit denen für Hornen (Abb. 2), die Frequenzen liegen jedoch jeweils wesentlich niedriger ($n = 316$).

Gleichsinnige und gegensinnige Parallel-Stellung

Bei Wisenten geht der Kopulation eine Phase voraus, in der der Stier sich eng an die Kuh hält, Anogenital-Kontrollen, Flehmen und Aufsprungversuche zeigt und andere Stiere fernhält (KRASINSKI und RACZYNSKI 1967). Dieses Verhalten bezeichneten MCHUGH (1958) beim Bison als „Tending bond“. Beim halbwilden Camargue-Rind spricht SCHLOETH (1961) von „Hüten“. Der enge Kontakt zwischen Wisentstier und Wisentkuh äußerte sich beim Hüten vor allem in zwei Körperstellungen zueinander. In der gleichsinnigen Parallel-Stellung standen beide Tiere Kopf an Kopf parallel, in der gegensinnigen Parallel-Stellung stand einer der Partner um 180° gedreht. Die gegensinnige Parallel-Stellung zwischen Kuh und saugendem Kalb wurde in diesem Zusammenhang nicht berücksichtigt. In beiden Parallel-Stellungen konnte der Abstand der Tiere von fast Körperberührung bis etwa 2,5 Meter reichen, selten war er größer. Gleichsinnige und gegensinnige Parallel-Stellung wurden zur gleichmäßigen quantitativen Erfassung protokolliert, wenn der geschätzte Winkel der Körperlängsachsen beider Tiere kleiner als 30° war und die Tiere um weniger als ein Drittel ihrer Körperlänge gegeneinander versetzt standen. Die gleichsinnige Parallel-Stellung wurde auch protokolliert, wenn die Tiere miteinander weitergingen oder langsam vorwärts grasten. Die Initiative, sich gleich- oder gegensinnig parallel zu stellen, ging fast immer vom Stier aus, nur gelegentlich von beiden Tieren oder von der Kuh. Meistens löste die Kuh die Verbindung durch langsames Weggehen oder Grasens, oft auch durch Ausweichen vor einem Aufsprungversuch des Stieres. Trotzdem waren die Parallel-Stellungen als soziale Verhaltensweisen beider Tiere aufzufassen, da sie für längere Zeit offenbar von beiden aufrecht erhalten werden konnten. Solche Parallel-Stellungen konnten die Wisentstiere allerdings auch vor oder nach Hornkämpfen als Droh- und Imponierverhalten zueinander einnehmen. Der Abstand war dann meist größer als beim Hüten einer Kuh und eines oder beide Tiere konnten dabei den Kopf nach außen drehen, ähnlich dem Kopf-Abwenden.

Die Dauer der Parallel-Stellungen reichte von wenigen Sekunden bis zu mehreren Minuten.

Das Hüten äußerte sich vor allem in der gleichsinnigen Parallel-Stellung ($n = 3085$) zwischen Stier und Kuh und war auch im März/April zu sehen (Abb. 4), obwohl zu dieser Zeit keine Kuh brünstig war. C♂5 hütete im März/April B♀7 und D♀5, E♂2 dagegen nur D♀5. Im August/September war das Hüten der brünstigen B♀7 die häufigste Verhaltensweise und beschränkte sich auf A♂12 und mit niedrigerer Frequenz auf C♂5.

Die gegensinnige Parallel-Stellung trat weniger oft auf ($n = 666$). Als Hüten geschah dies am häufigsten zwischen A♂12 und B♀7 im August/September und im Rahmen agonistischer Auseinandersetzungen zwischen A♂12 und C♂5 im März/April.

Partner-Lecken

Das Lecken eines anderen Wisents zeigte sich als kurze Kontaktaufnahme und als längerwährendes Belecken. Bevorzugt leckten die Wisente im Kopf-, Hals- und Schulterbereich des Partners. Im Verlauf des Paarungsverhaltens konnte der Stier die Kuh auch an Flanke, Kruppe und Hinterschinken lecken. Zwischen den adulten Stieren A♂12 und C♂5 fiel im

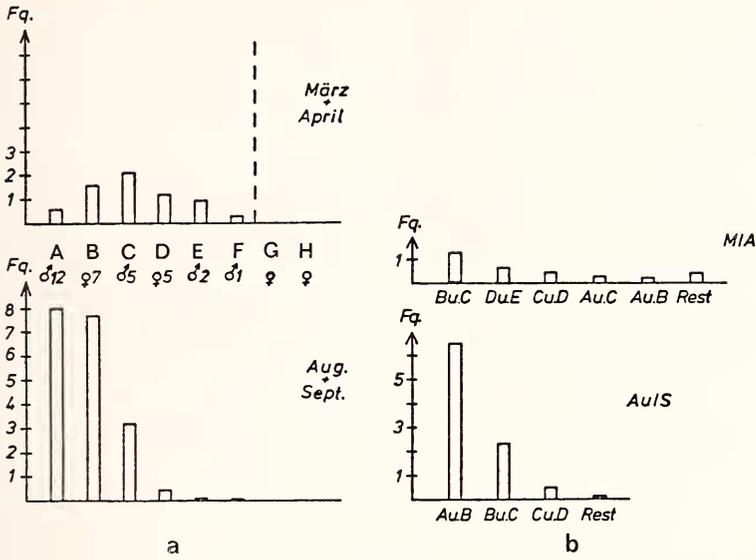


Abb. 4. Gleichsinnige Parallel-Stellung (n = 3085). (Erklärung s. Abb. 2 und im Text)

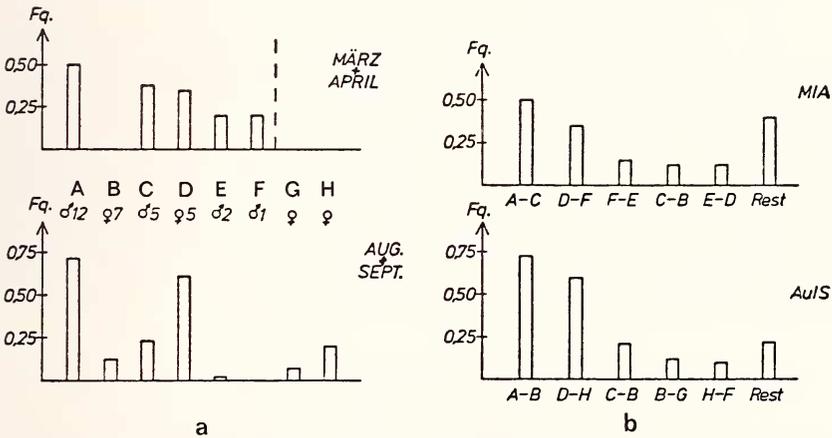


Abb. 5. Partner-Lecken (n = 452). (Erklärung s. Abb. 2 und im Text)

Frühjahr auf, daß die Individualdistanz in vielen Fällen zunächst durch Hornen durchbrochen wurde, und C♂5 anschließend von A♂12 geleckt wurde.

Partner-Lecken konnte von einem kurzen Zungenschlag bis zu mehreren Minuten dauern. Allerdings währte es mit Ausnahme zwischen Kuh und Kalb nur selten länger als eine Minute.

Partner-Lecken (n = 452) zeigte sich hauptsächlich von Stier zu Stier, von Stier zu Kuh und von Mutter zu Kalb (Abb. 5). Die Kühe leckten ausschließlich ihre Kälber. So beleckte B♀7 im August/September G♀, im März/April dagegen kein anderes Tier. D♀5 leckte im März/April nur F♂1 und ab 15. September H♀. Die Frequenz von D♀5 zu H♀ ist mit 0,60 insofern irreführend als H♀ erst ab 16. September protokolliert wurde, die Frequenz sich aber auf den Zeitbereich August/September bezieht. Die korrigierte Frequenz liegt bei 2,13. Dieser Fehler ergibt sich aus der Zusammenfassung der Daten, macht sich aber nur

bei Partner-Lecken größer bemerkbar, da auf H♀ sonst kaum Verhaltensweisen gerichtet wurden. Bei den Stieren leckte im März/April vor allem A♂12 den C♂5 und F♂1 den E♂2, während die Kühe seltener beleckt wurden. Anders lagen die Verhältnisse im August/September. Die Stiere leckten sich nur selten untereinander, B♀7 dagegen wurde häufig von A♂12 beleckt, weniger oft auch von C♂5.

Weitere Verhaltensbeobachtungen

Im engen Zusammenhang mit den Parallel-Stellungen, aber auch mit spielerischen Hornkämpfen der jüngeren Stiere, standen Verhaltensweisen, die sich als Aufsprungversuche zusammenfassen lassen. Dabei wurden Ausprägungsformen unterschiedlicher Intensität beobachtet, die einer immer mehr vervollständigten Handlungskette entsprechen. Diese Interpretation und folgende Beschreibung decken sich im Detail mit den Angaben von McHUGH (1958) und LOTT (1974) zum entsprechenden Verhalten des Bisons. Die einfachste Intentionsbewegung war ein seitliches Schwingen des Kopfes in Richtung der nahestehenden Wisentkuh mit unterschiedlicher Amplitude. Vollständiger war die Handlungsfolge, wenn der Stier dabei den Unterkiefer auf die Kruppe der Kuh legte oder hierzu noch mit den Vorderbeinen hochsprang. Der Ablauf der Handlung wurde an dieser Stelle entweder vom Stier unterbrochen oder – im Regelfall – von der Kuh, die dem Aufsprungversuch rasch auswich.

Aufsprünge wurden im Gehege nur zwischen Stieren oder Kälbern gesehen. Ein Ausschachten des Penis wurde dabei nicht beobachtet.

Ebenso dem Funktionskreis Paarungsverhalten ist die Verhaltensweise Anogenitalkontrolle zuzuordnen, ein Beriechen, mit dem Maul Berühren bzw. Belecken des Anogenitalbereiches des Partners. Danach flehmten die Tiere in vielen Fällen – ein Verhalten, das daneben regelmäßig nur nach Ablecken frischen Urins einer Kuh (z. T. während der Miktion) gezeigt wurde. Mit wenigen Ausnahmen kontrollierten in allen Beobachtungsmonaten die Stiere die adulten Kühe anogenital. Auffallend ist, daß A♂12 die Kuh D♀5 nicht kontrollierte, ebensowenig wie er sie hütete (Abb. 4). Im August/September wurde B♀7 der Rangordnung nach von A♂12 am häufigsten und weiter von C♂5 und E♂2 anogenital kontrolliert. In jedem Fall liegt die Frequenz über dem Wert von März/April. Selten kontrollierte ein Stier B♀7, wenn ein Ranghöherer in der Nähe war. Offenbar wurde dessen Überlegenheit anerkannt.

Diskussion

Die Verhaltensbeobachtungen an den Wisenten im Gehege des Nationalparks Bayerischer Wald können nicht repräsentativ für das Verhalten des europäischen Wisents sein. Auswirkungen von Gehege und Haltung sind im einzelnen nicht abschätzbar. Allerdings ist wenig wahrscheinlich, daß das Erscheinungsbild sozialer Verhaltensweisen auf diese Weise beeinflusst werden kann (HEDIGER 1974; LORENZ 1978). Zu beachten bleibt aber, daß durch die kleine Anzahl Wisente individuelle und gruppenspezifische Eigenheiten zu stark im Vordergrund stehen könnten.

Größe und Zusammensetzung der beobachteten Wisentgruppe entsprechen Verhältnissen, die auch bei den wieder wild lebenden Tieren in Bialowieza gefunden werden konnten. KRASINSKI (1978) gibt an, daß sich in 27 % der beobachteten Fälle zwei adulte Wisentstiere in einer gemischten Gruppe befanden. Die durchschnittlich ermittelte Gruppengröße lag dabei bei 11,9 Tieren (Standardabweichung ± 7). Bei ca. 60 % der Beobachtungen handelte es sich um Gruppen, die aus bis zu zehn Tieren bestanden.

Die Wisentgruppe, die im März/April relativ eng zusammengeblieben war, zerstreute sich im Sommer stärker im Gehege. Dazu trug auch bei, daß sich die beiden adulten Stiere

absonderten. Erst zur Brunst von B♀7 schlossen sie sich wieder enger an die Gruppe an. Auch bei den wieder frei lebenden Wisenten in Bialowieza gehen die adulten Stiere häufig eigene Wege (einzeln oder in kleinen Gruppen) und schließen sich nur zu Brunstzeit enger an die Herden mit adulten Kühen und jüngeren Tieren an (KRASINSKI 1967, 1978). Adulte Bisonstiere verhalten sich in gleicher Weise (McHUGH 1958; LOTT 1974, 1979, 1981).

Nicht zum Verhaltensrepertoire adulter Wisentstiere gehört offenbar ein lautes Brüllen, das Bestandteil der Droh- und Imponierzeremonie adulter Bisonstiere sein kann (McHUGH 1958; LOTT 1974, 1981) und dessen Häufigkeit, Lautstärke und Dauer möglicherweise den jeweiligen Grad der Erregung widerspiegelt (SHULT 1972). Auch ein in diesem Zusammenhang durch die Nase ausgestoßenes Schnauben, oft verbunden mit Brüllen (McHUGH 1958) bzw. dem Aufstampfen eines Vorderhufs (LOTT 1974), sowie die an gleicher Stelle beschriebenen Drohverhaltensweisen „broadside threat“ bzw. „hesitation walk“, wurden beim Wisent nicht beobachtet. Dies liegt möglicherweise daran, daß ernsthafte Auseinandersetzungen zwischen den Wisentstieren selten waren oder nicht auftraten. Beschreibungen anderer Autoren hierüber liegen m. W. ebenfalls nicht vor.

HEDIGER (1949) und ZABLOCKI (1968) bezeichnen das Schrammen von Bäumen mit den Hörnern und anschließendes Fell-Reiben nach Sich-Wälzen im Urin als Markierungsverhalten des Wisents. ZABLOCKI beschreibt diese Verhaltensweisen allerdings dann auch als Drohverhalten vor einem Kampf zweier Kühe und bei der Begegnung von zwei Wisentstieren. In beiden Fällen handelte es sich um Tiere, deren Rangfolge nicht festgelegt war. Da es keine Hinweise darauf gibt, daß freilebende Wisente territorial sind, dürften obige Verhaltensweisen nicht dazu dienen, das Gehege zu markieren, sondern gehören offenbar zu den Drohverhaltensweisen. Auch TÜRCKE (1968) mißt dem Markierungsverhalten der Wisente im Saupark Springe nur wenig Bedeutung bei. Die Wisentgruppe des Nationalparks lebte bereits längere Zeit zusammen und es konnte deshalb eine soziale Rangordnung entstehen. Vermutlich aus diesem Grund traten derartige Drohverhaltensweisen nur selten und dann bruchstückhaft auf. Lediglich das Zerhornen junger Fichten durch den ranghöchsten Stier A♂12 im Zusammenhang mit der Brunst von B♀7 war häufig zu sehen. Ein entsprechender Anstieg solcher Droh- und Imponiergesten während der Brunstzeit wurde auch beim Bison festgestellt (SHULT 1972; MEAGHER 1973; LOTT 1974, 1979, 1981). Das auch beim Bison beobachtete Verhalten von Stieren, sich im eigenen Urin zu wälzen, ist Grundlage der bislang nicht bewiesenen Hypothese, der im Fell haftende Uringeruch könnte bei sozialen Auseinandersetzungen den körperlichen Zustand eines Stieres anzeigen (vgl. LOTT 1974).

Das von SAMBRAUS (1978) angeführte unterschiedliche Verhalten von Wisent und Bison beim Sich-Wälzen (der Wisent soll sich dabei über den Rücken rollen können, der Bison nicht) kann weder durch eigene Beobachtungen noch durch vorliegende Literatur bestätigt werden. Ein Überrollen beim Sich-Wälzen ist beim adulten Wisent wie beim Bison durch lange Dornfortsätze und entsprechend hohen Widerrist nicht möglich (MOHR 1952; LOTT 1974). Lediglich Kälber können offenbar beim Sich-Wälzen auf die andere Seite rollen (SHULT 1972).

Die soziale Rangordnung der Wisentgruppe und die damit zusammenhängenden Beobachtungen lassen sich mit den Angaben von McHUGH (1958) über die Dominanzhierarchie beim Bison in Einklang bringen, die z. T. auch an eingezäunten Tieren gewonnen wurden. Als rangbedingende Faktoren, die wohl auch für den Wisent gelten, sieht McHUGH (1958) beim Bison vor allem Größe, Gewicht, Alter und Aggressivität. Auch die Beobachtung, daß der halbwüchsige E♂2 im Rang bereits über D♀5 stand, aber noch unter B♀7, ist mit den Verhältnissen beim Bison vergleichbar. Nach McHUGH (1958) beginnen einjährige Bisonstiere zweijährige Färsen zu unterwerfen. Als dreijährige Stiere haben sie bereits alle Kühe in der sozialen Rangordnung unter sich.

Die beobachteten Hornkämpfe können beim Bison wohl in ähnlicher Weise verlaufen (LOTT 1974). Auseinandersetzungen mit vollem Krafteinsatz, die bei Bisonstieren gelegent-

lich zu größeren Verletzungen führen (McHUGH 1958; SHULT 1972; LOTT 1974), wurden nicht beobachtet. Ernsthafte Kämpfe und soziales Kampfspiel zu unterscheiden, scheint bei den Boviden generell schwierig zu sein (WALTHER 1968). Der Zusammenhang von spielerischem Hornen und Aufsprungversuchen findet sich in gleicher Weise beim Bison (McHUGH 1958; SHULT 1972) und wird auch beim domestizierten Rind beschrieben (KOCH 1968; REINHARDT und REINHARDT 1982). LOTT (1974) sieht beim Bison derartige Aufsprungversuche auch als übliche Überlegenheitsgeste bei agonistischen Auseinandersetzungen zwischen den Stieren.

Die Tatsache, daß die Hornkämpfe im Frühjahr häufig waren und im Spätsommer sehr viel seltener, deckt sich weitgehend mit Ergebnissen beim halbwildem Camargue-Rind (SCHLOETH 1961). Zahlreiche mögliche Variablen wie z. B. abiotische Faktoren, Zufütterung, „Sozialdistanzen“ (HEDIGER 1952), altersunabhängige Spieltendenzen, Rangordnungskämpfe oder die Brunst im Spätsommer lassen keine befriedigende Interpretation zu. Auch bei den freilebenden Wisenten in Bialowieza kam es in der Brunstzeit zu keinen Kämpfen, da die jüngeren Stiere die Kampfkraft der älteren respektierten (JACZEWSKI 1958; SCIBOR 1960; KRASINSKI 1967). Bei vorliegender Untersuchung spielte sicherlich auch eine große Rolle, daß die Wisentgruppe nur wenige Köpfe zählte und ihre soziale Rangordnung stabil war. Für den Bison liegen unterschiedliche Angaben vor. SHULT (1972) und LOTT (1974, 1979, 1981) berichten von einem Ansteigen agonistischer Auseinandersetzungen der Stiere während der Brunstzeit, während FULLER (1960) bei einer Mischpopulation von Prärie- und Waldbison keinen deutlichen Anstieg der Kämpfe in dieser Zeit beobachtete. Eine Anpassung an periodische Nahrungsknappheit sieht LOTT (1979) beim Bison darin, daß nach der Brunstzeit die sekundären Geschlechtsmerkmale Kopf-, Bart- und Beinhaare stark zurückgebildet werden. Dies baue möglicherweise die Aggressivität zwischen den Stieren ab und erleichtere ihnen, sich die notwendigen Energiedepots für den kommenden Winter anzufressen. Bei Wisentstieren, bei denen das Haarkleid weniger auffällig gestaltet ist, ist keine derartige Änderung bekannt. Es bleibt zu untersuchen, ob sich in Bezug auf aggressives Verhalten der Stiere in der kalten Jahreszeit Unterschiede zwischen Wisent und Bison ergeben.

Die Droh- und Imponiergeste Kopf-Abwenden kommt beim Bison in gleichem Zusammenhang vor, weicht aber offenbar vom Wisentverhalten etwas ab. Während bei den Wisenten horizontale Schwenkbewegungen des Kopfes eines oder beider Tiere die Regel waren, wird das entsprechende Verhalten des Bisons durch eine gleichzeitige, vertikale Auf- und Abbewegung der Köpfe geprägt, die dabei nach einer Seite hin leicht abgewendet sind (LOTT 1974).

Das sogenannte Hüten tritt beim Wisent wie beim Bison (SHULT 1972; LOTT 1974) vor allem in der gleichsinnigen Parallel-Stellung in Erscheinung, während bei den domestizierten Rinderrassen offenbar die gegensinnige Parallel-Stellung bevorzugt wird (z. B. SCHLOETH 1961). Die Ergebnisse machen die unterschiedliche Beteiligung beim Hüten der beiden adulten Kühe deutlich. C♂5 hütete beide Kühe, E♂2 dagegen nur D♀5, über der er in der sozialen Rangordnung stand, nicht aber die ranghöhere B♀7. Anlässlich der Brunst von B♀7 war Hüten fast ausschließlich zwischen ihr und den ranghöchsten Stieren zu sehen. Beobachtungen, daß sich Kühe nur von ranghöheren Stieren hüten lassen, liegen vom Bison (McHUGH 1958) und vom Camargue-Rind (SCHLOETH 1961) vor.

Das Fehlen sexuell getönter Verhaltensweisen wie Hüten und Anogenital-Kontrolle sowie auch eine relativ große räumliche Distanz zwischen A♂12 und D♀5 spiegelt offenbar eine „Abneigung“ gegen D♀5 bzw. „Bevorzugung“ von B♀7 seitens des ranghöchsten Stieres A♂12 wider, die nicht nur durch die soziale Rangordnung bedingt war. Ähnliche „Bevorzugungen“ von Sozialpartnern sind vom domestizierten Rind bekannt (REINHARDT und REINHARDT 1981). So wird verständlich, daß C♂5 Vater der Kälber F♂1 und H♀ werden konnte. Eine Sichtbeobachtung der Kopulation mit D♀5 im Herbst 1972 liegt vor (Angaben des Tierpflegers, Herrn GRÜNZINGER). Normalerweise

sollte sich der ranghöchste Wisentstier eine brünstige Kuh sichern und die schwächeren Stiere vertreiben (KRASINSKI 1967). Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß C♂5 jemals vorher ranghöher war als A♂12.

Anogenital-Kontrolle und Flehmen sind Verhaltensweisen, die beim Bison ohne erkennbare Unterschiede in Aussehen und Funktion beschrieben sind und ebenso in der Brunstzeit gehäuft auftreten (MCHUGH 1958; SHULT 1972; LOTT 1974).

Die Verhaltensweise Partner-Lecken trat in so unterschiedlichen Situationen auf, daß eine einheitliche Interpretation nicht möglich scheint. Für das domestizierte Rind werden folgende, nicht streng trennbare Funktionen des Beleckens anderer Gruppenmitglieder aufgeführt (SCHLOETH 1961; KOCH 1968; PORZIG 1969; SAMBRAUS 1968, 1978; REINHARDT und REINHARDT 1981):

- a. Schaffung und Aufrechterhaltung sozialer Kontakte und Bindungen
- b. (Soziale) Körperpflege
- c. Beschwichtigung des Geleckten.

Dabei wird beim domestizierten Rind, wie auch bei Wisent und Bison (SHULT 1972), bevorzugt an Stellen geleckt, die der Partner selbst nicht erreichen kann. Die quantitativen Ergebnisse machen wahrscheinlich, daß die aufgeführten Funktionen auch beim Wisent von Bedeutung sind. Die Punkte a. und b. spielen wohl in jedem beobachteten Fall eine Rolle. Daneben finden sich auch Hinweise auf eine mögliche Beschwichtigung des geleckten Tieres. So läßt sich Partner-Lecken als Bestandteil des Paarungsvorspiels, das beim Bison entsprechend vorkommt (FULLER 1960; MCHUGH 1972; LOTT 1974), auch in dieser Richtung interpretieren. Deutlicher wird die Beschwichtigungsfunktion im Zusammenhang mit Hornkämpfen zwischen A♂12 und C♂5 im März/April. Diese Kämpfe hatten z. T. wohl einen ernsthafteren Charakter als diejenigen zwischen den jüngeren Stieren, was auch daran sichtbar wurde, daß Aufsprungversuche dabei weit seltener auftraten. In diesem Zeitraum wurde C♂5 von A♂12 deutlich häufiger geleckt als umgekehrt. Zwischen Bisonstieren ist Partner-Lecken m. W. bislang nicht beschrieben worden. Dagegen berichtet SCHLOETH (1961), daß es regelmäßig zwischen Kastraten wie auch Stieren des Camargue-Rindes zu sehen ist, die in der sozialen Rangordnung auf benachbarten Rängen stehen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit lassen auch vom ethologischen Betrachtungspunkt aus die Eingliederung von Flachlandwisent und Präriebison als zwei Unterarten einer Art *Bison bison* gerechtfertigt erscheinen. Vielen Gemeinsamkeiten im Verhalten stehen einige kennzeichnende Unterschiede gegenüber. Zur Ergänzung und differenzierteren Betrachtung scheint es dringend notwendig, das soziale Verhalten der freilebenden Wisentherden in Osteuropa näher zu untersuchen.

Danksagung

Den Herren Prof. Dr. G. RÜPPELL und Dr. E. ZIMEN danke ich für die Anregung zu Verhaltensbeobachtungen an Wisenten und für zahlreiche Diskussionen und Hinweise zur Durchführung und Auswertung. Weiterhin gilt mein Dank dem Nationalparkamt Bayerischer Wald, das diese Arbeit in großzügiger Weise unterstützt hat.

Zusammenfassung

Das Sozialverhalten einer Wisentgruppe im Gehege des Nationalparks Bayerischer Wald wurde untersucht. Die Gruppe bestand aus 4 Stieren (12, 5, 2 und 1 Jahre), 2 Kühen (7 und 5 Jahre) und 2 Kälbern. Soziales Verhalten wurde im März/April und August/September quantitativ erfaßt. Die häufigsten sozialen Verhaltensweisen werden beschrieben, quantitativ dargestellt und diskutiert.

Die Wisentgruppe lebte in einer stabilen sozialen Rangordnung, an deren Spitze der älteste Stier und an deren Ende die Kälber standen. Hornkämpfe und damit verbundene Verhaltensweisen waren im März/April häufiger als im August/September. Im Spätsommer zeigte sich eine Zunahme von Verhaltensweisen des Paarungsvorspiels zwischen einer brünstigen Kuh und den ranghöheren Stieren, zwischen denen es zu keinen Kämpfen kam. Das Beleckens eines anderen Wisents kann neben sozialer Kontaktaufnahme und Körperpflege offenbar auch die Funktion der Beschwichtigung haben.

Die Ergebnisse bestätigen in vielerlei Hinsicht Angaben über die freilebenden Wisente in Polen. Hinzu kommen einige genauere Betrachtungen häufiger sozialer Verhaltensweisen. Neben einigen

Unterschieden zeigen sich ebenfalls zahlreiche Übereinstimmungen mit dem Sozialverhalten des amerikanischen Bisons. Die Einordnung von Wisent und Bison als Unterarten einer Art *Bison bison* erscheint deshalb auch aus ethologischer Sicht gerechtfertigt.

Literatur

- BOHLKEN, H. (1967): Beitrag zur Systematik der rezenten Formen der Gattung *Bison* H. Smith, 1827. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 5, 54–110.
- FULLER, W. A. (1960): Behaviour and Social Organisation of the Wild Bison of Wood Buffalo National Park, Canada. Arctic 13, 2–19.
- GRÜNZINGER, L. (1974): Mündliche Mitteilungen des Tierpflegers.
- HEDIGER, H. (1949): Säugetier-Territorien und ihre Markierung. Bijdragen tot de Dierkunde 28, 172–182.
- (1952): Beiträge zur Säugetier-Soziologie. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique 34, 297–322.
- (1974): Tiergartenbiologie und Verhaltensforschung. In: GRZIMEK's Tierleben, Sonderband Verhaltensforschung, Hrsg. von K. IMMELMANN. Zürich: Kindler, 594–603.
- JACZEWSKI, Z. (1958): Reproduction of the European Bison, *Bison bonasus* L., in Reserves. Acta Theriol. 1, 333–376.
- KOCH, G. (1968): Ethologische Studien an Rinderherden unter verschiedenen Haltungsbedingungen. Diss. Uni München.
- KRASINSKI, Z. (1967): Free living European Bisons. Acta Theriol. 12, 391–405.
- (1978): Dynamics and Structure of the European Bison Population in the Bialowieza Primeval Forest. Acta Theriol. 23, 3–48.
- KRASINSKI, Z.; RACZYNSKI, J. (1967): The Reproduction Biology of European Bison Living in Reserves and in Freedom. Acta Theriol. 12, 407–444.
- LORENZ, K. (1978): Vergleichende Verhaltensforschung. Wien-New York: Springer.
- LOTT, E. F. (1974): Sexual and Aggressive Behavior of Adult Male American Bison (*Bison bison*). In: The Behavior of Ungulates and its Relation to Management. Ed. by V. GEIST and F. WALTHER. Morges: IUCN Publ. new series 24, 382–394.
- (1979): Hair Display Loss in Mature Male American Bison: A Temperate Zone Adaptation? Z. Tierpsychol. 49, 71–76.
- (1981): Sexual Behavior and Intersexual Strategies in American Bison. Z. Tierpsychol. 56, 97–114.
- McHUGH, T. (1958): Social Behavior of the American Buffalo (*Bison bison bison*). Zoologica 43, 1–40.
- (1972): The Time of the Buffalo, New York: Knopf.
- MEAGHER, M. M. (1973): The Bison of Yellowstone National Park. Nat. Park Serv., Sci. Monogr. Ser. 1.
- MOHR, E. (1952): Der Wisent (*Bison bonasus* L.). Neue Brehm-Bücherei 74. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
- PORZIG, E. (1969): Das Verhalten von Rindern. In: Das Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere. Berlin: VEB Deutscher Landschaftsverlag.
- REINHARDT, V.; REINHARDT, A. (1981): Cohesive Relationships in a Cattle Herd (*Bos indicus*). Behaviour 77, 121–151.
- (1982): Mock Fighting in Cattle. Behaviour 81, 1–13.
- SAMBRAUS, H. H. (1968): Das soziale Lecken des Rindes. Z. Tierpsychol. 26, 805–810.
- (1978): Nutztierethologie. Berlin-Hamburg: Paul Parey.
- SCHLOETH, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsychol. 18, 574–627.
- SCIBOR, J. (1960): Beobachtungen über die in Freiheit lebenden Wisente im Urwald von Bialowieza. Acta Theriol. 3, 312–314.
- (1961): Die Entwicklung der Wisentzucht im Urwald von Bialowieza. Acta Theriol. 5, 57–61.
- SHULT, M. J. (1972): American Bison Behavior Patterns at Wind Cave National Park. Diss. Iowa State Univ.
- TÜRCKE, F. (1968): Zu Territorium und Markierung bei den Wisenten in Springe. Z. Säugetierkunde 33, 124–125.
- WALTHER, F. (1968): Verhalten der Gazellen. Neue Brehm-Bücherei 373. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
- WESTBERG, P. (1932): Der Wisent in Bialowies im letzten Viertel des vorigen Jahrhunderts. Berichte der Internat. Ges. zur Erhaltung des Wisents 3, 143–165.
- ZABINSKI, J. (1976): European Bison Pedigree Book (1947–1973). Warszawa: Polish Scientific Publishers.
- ZABLOCKI, M. (1968): Territorium und Markierung beim Wisent. Z. Säugetierkunde 33, 121–123.

Anschrift des Verfassers: Dr. NORBERT KRISCHKE, Universität Bayreuth, Lehrstuhl Didaktik der Biologie, Universitätsstraße 30, D-8580 Bayreuth